

A PROPOS DE L'INTERPRÉTATION LAMARCKIENNE DE LA DYSSYMMÉTRIE DES POISSONS DITS PLEURONECTES (PSETTODOIDEA ET PLEURONECTOIDEA).

PAR PAUL CHABANAUD.

Du fait de l'exception remarquable qu'ils représentent, parmi les Vertébrés, comme étant les seuls qui se montrent, à l'état adulte, privés de symétrie bilatérale, les Téléostéens de l'ordre des *Psetto-doidea* et ceux de l'ordre des *Pleuronectoidea*, autrement dit les Pleuronectes ou encore les *Heterosomata*, n'ont cessé, de longue date, de retenir l'attention des observateurs. Pour les naturalistes qui ont envisagé le problème du point de vue causal, le phénomène de la migration oculaire et la dyssymétrie générale qui en paraît être la conséquence trouveraient leur origine dans l'exagération de la compression bilatérale du corps et dans l'habitude, qui aurait été prise par l'ancêtre symétrique, lorsqu'il se repose sur le fond, de se coucher sur son côté droit ou sur son côté gauche. Certain Labridé de la faune américaine, *Tautoga onitis* LINNÉ, connu pour dormir dans cette position, fournit un argument à l'appui de cette thèse.

Loin de méconnaître l'évidence de la parenté qui, à divers degrés, relie aux Percoides typiques la totalité des Téléostéens dyssymétriques, je crois cependant avoir démontré l'impossibilité de considérer ceux-ci comme dérivant d'une souche unique. Force est donc de mettre l'adoption primordiale du decubitus latéral au compte d'un nombre assez élevé d'ancêtres supposés symétriques ; hypothèse qui n'a d'ailleurs rien d'invraisemblable, puisque ces multiples ancêtres appartiendraient tous à un même phylum.

L'intensité de la compression bilatérale qui affecte le corps des Poissons pleuronectes semble en rapport avec le degré de leur différenciation dyssymétrique et, par conséquent, de leur adaptation à la vie benthique. Rien n'oblige cependant à considérer cette compression bilatérale, ni comme le résultat d'un usage invétéré du decubitus latéral, ni comme la cause déterminante, soit du decubitus latéral lui-même, soit de la version somatique, en même temps que de la migration oculaire. En effet, tandis que *Tautoga onitis* ne présente rien qui soit particulièrement remarquable à cet égard, nom-

breux sont les Téléostéens, répartis dans des groupes fort divers (les *Zeus*, les *Drepane*, les *Chaetodon*, les *Vomer*, les *Platax*, par exemple), qui, bien que n'abandonnant que par accident l'attitude verticale, ne le cèdent en rien, quant à l'intensité de la compression bilatérale, aux plus spécialisés d'entre les Téléostéens dyssymétriques.

L'état symétrique ne saurait être envisagé autrement que comme la réalisation d'une tendance générale de la morphogénèse des êtres organisés. Il s'en faut néanmoins que, dans le règne Animal, cette tendance soit toujours réalisée. Hormis les Héliozoaires, les Radiolaires et bon nombre de Foraminifères, la plupart des Protozoaires ne sont nullement symétriques. Chez beaucoup de Métazoaires, la symétrie n'est qu'approximative ou seulement apparente ; souvent elle se détruit à un moment quelconque du développement ; il arrive aussi que l'organisme passe par une succession de phases symétriques et dyssymétriques, avant d'acquérir son habitus définitif.

La forme habituelle de la symétrie des Animaux est la bilatéralité. Seuls font peut-être exception les Radiolaires et les Héliozoaires, qui sont sphériques. La symétrie radiaire des Cœlentérés, la diplosymétrie des Cténophores impliquent la symétrie bilatérale. On ne saurait dire actuellement, je crois, si les fuseaux cinétiques ou les plaques équatoriales de la segmentation ovulaire possèdent une symétrie effective et spécifique, mais la plupart des œufs segmentés sont symétriques, souvent même dès la fécondation (croissant gris ; orientation des deux premiers blastomères). La segmentation spirale n'est pas une dyssymétrie.

Rares sont toutefois les types morphologiques (tels les Polychètes, les Arthropodes, les Tuniciers) dont l'on puisse dire que les deux moitiés, droite et gauche du corps se font, *ab ovo*, effectivement et constamment équilibre. L'habitue symétrique dissimule fréquemment, au contraire, une profonde dyssymétrie ontogénétique. Témoin les Echinodermes (changement de l'orientation de l'axe somatique ; dyssymétrie cœlomique) ou les Vertébrés eux-mêmes (cœur ; crosse aortique ; artère cœliaco-mésentérique ; foie ; etc.).

La dyssymétrie des Gastropodes et celle des Lamellibranches, succédant à une symétrie embryonnaire, est trop connue pour qu'il ne soit pas superflu d'y insister.

Le développement de *Branchiostoma lanceolatum*, le classique *Amphioxus*, offre le plus bel exemple qui se puisse choisir d'une dyssymétrie ontogénétique, périodiquement masquée sous les apparences d'une symétrie parfaite ou peu s'en faut. Si connues qu'elles soient, les phases de ce développement méritent d'être brièvement rappelées.

A un œuf dyssymétrique *ab initio* succède une blastula, puis une gastrula rigoureusement symétriques ; mais la dyssymétrie ontogéné-

tique réapparaît soudain chez la larve : la fossette préorale et la bouche se forment sur le côté gauche, l'endostyle, toutes les fentes branchiales et les deux métapleures naissent du côté droit. Ces organes se transportent finalement sur la face ventrale, d'où résulte un adulte qui serait parfaitement symétrique, n'était la situation de son anus, de son atrium postérieur et de son foie, car l'anus s'ouvre à gauche de la nageoire anale, l'atrium postérieur et le foie se trouvent à gauche du tube digestif.

Dès lors qu'une dyssymétrie ontogénétique peut être dissimulée, à n'importe quel moment de l'existence, par une symétrie générale, purement topographique, rien d'impossible que la symétrie de l'embryon et celle de l'alevin des *Pleuronectoidea* ne soient, elles aussi, qu'apparentes. Il peut en être ainsi pour les *Psettodoidea*, encore inconnus à ces périodes de leur existence.

Pour exceptionnelle qu'elle soit parmi les Vertébrés craniotes, la dyssymétrie des Téléostéens en question est donc loin de constituer un fait isolé dans le règne Animal.

La claire intelligence du problème de la dyssymétrie des *Psettodoidea* et des *Pleuronectoidea* nécessite le rappel des différents états sous lesquels se constitue leur chiasma opticum. Les observations de PARKER<sup>1</sup> qui ont porté sur plus de 2.000 individus, appartenant à un grand nombre de groupes de Téléostéens, démontrent l'indifférence dans les formes symétriques, du sens du croisement des nerfs optiques : le nerf de l'un des yeux est soit dorsal, soit ventral, par rapport au nerf de l'autre œil et cela, pour moitié du contingent des individus étudiés d'une même espèce.

Chez les *Pleuronectoidea*, PARKER définit deux types de chiasma opticum : le chiasma *dimorphique* et le chiasma *monomorphique*.

Le chiasma est réputé dimorphique dans les deux cas suivants : 1<sup>o</sup> la migration oculaire s'étant effectuée dans le même sens pour plusieurs individus appartenant à une même espèce, chez laquelle la version somatique est réversible, le nerf de l'œil migrateur a été trouvé en situation tantôt dorsale, tantôt ventrale, par rapport au nerf de l'œil fixe ; 2<sup>o</sup> quel que soit le sens de la migration oculaire, pour une espèce dont la version somatique est considérée comme irréversible, c'est-à-dire que tous les spécimens connus de cette espèce sont dextres ou sénestres, le nerf de l'œil migrateur s'est toujours montré en situation dorsale, par rapport au nerf de l'œil fixe<sup>2</sup>. En conséquence, la migration oculaire tend constamment à délier le chiasma opticum, sans toutefois en jamais réaliser le décroisement ; cela, parce que l'effet de la migration oculaire n'intéresse

1. En ce qui concerne les Téléostéens dyssymétriques, les observations de PARKER ont été ultérieurement complétées par REGAN en par WU.

2. Dans l'état actuel des connaissances acquises, on ne saurait dire s'il existe ou non deux modes différents du dimorphisme du chiasma opticum.

que la partie des nerfs qui est périphérique par rapport au chiasma.

Le chiasma est monomorphique lorsque le nerf de l'œil typiquement migrateur est invariablement dorsal, par rapport au nerf de l'œil typiquement fixe et cela, sans égard à la dextralité ou à la sinistralité de l'individu. En conséquence, dans une espèce sénestre, l'œil droit étant typiquement migrateur, c'est le nerf de cet œil qui croise dorsalement le nerf de l'œil gauche, aussi bien chez les individus normaux, c'est-à-dire sénestres, que chez les individus inversés, c'est-à-dire dextres. Dans de telles espèces, la migration oculaire des individus normaux (sénestres, s'ils appartiennent à une espèce sénestre et réciproquement) tend au décroisement du chiasma et ses conséquences sont identiques à celles que l'on observe dans les espèces à chiasma dimorphique. Dans les espèces à chiasma monomorphique, la migration oculaire des individus inversés (dextres, pour une espèce sénestre et réciproquement) s'effectue suivant un sens en accord avec celui du chiasma ; dès lors, le nerf de l'œil typiquement fixe, mais devenu migrateur (l'œil gauche d'un spécimen dextre, appartenant à une espèce sénestre ; l'œil droit d'un spécimen sénestre, appartenant à une espèce dextre) croise de nouveau le nerf de l'œil typiquement migrateur, mais demeuré fixe. Il existe donc, en pareil cas, deux croisements des nerfs optiques : un croisement mésal, le chiasma, qui est constant, et un croisement périphérique, solidaire de la migration oculaire et qui est occasionnel <sup>1</sup>.

Dans un travail précédent, j'ai montré la concordance qui se manifeste entre l'état du chiasma opticum et la situation de l'œil migrateur, par rapport à l'œil fixe. Lorsque le chiasma est dimorphique (*Psettodoidea* ; *Pleuronectoidea soleiformes*), l'œil migrateur se place toujours, si peu que ce soit, en avant de l'aplomb de l'œil fixe. Dans les formes à chiasma monomorphique (*Pleuronectoidea pleuronectiformes*), c'est le contraire qui a lieu : l'œil migrateur est partiellement postérieur à l'aplomb de l'œil fixe <sup>2</sup>.

Le monomorphisme du chiasma opticum ne détermine pas le sens de la migration oculaire, laquelle se montre réversible chez certaines espèces ; entre autres : *Tephrinectes sinensis* LACÉPÈDE, parmi les *Scophthalmidae* ; *Paralichthys californicus* AYRES, *Platichthys stellatus* PALLAS, parmi les *Pleuronectidae*. Le flet, *Platichthys*

1. Il va sans dire qu'au niveau du chiasma, les 2 nerfs optiques ne sont séparés l'un de l'autre que par le névrilemme, tandis que le septum interorbitaire, membraneux ou ossifié, s'interpose entre ces 2 nerfs, au niveau de leur croisement périphérique.

2. Extérieurement, le rapport des aplombs est déterminé par le centre des 2 yeux ; anatomiquement, cette différence est précisée par la situation de la limite rostrale de l'orbite migratrice, eu égard à la limite rostrale de l'orbite fixe.

Parmi les *Pleuronectoidea soleiformes* de la famille des *Achiridae*, les *Gymnachirus* et genres voisins font exception à cette règle générale : l'œil migrateur se place quelque peu en arrière de l'aplomb de l'œil fixe. Les *Gymnachirus* sont des organismes étranges, dont l'extrême rareté est cause de l'ignorance presque complète dans laquelle nous nous trouvons encore au sujet de leur anatomie.

*flesus* L., qui appartient à cette dernière famille et qui est normalement dextre, présente des cas fréquents d'inversion totale (spécimens sénestres).

Si l'indétermination du sens de la migration oculaire ne saurait surprendre chez les *Psttotoidea*, à cause du dimorphisme de leur chiasma opticum, il est remarquable de constater la fixité du sens de cette migration dans l'ensemble des *Pleuronectoidea soleiformes* (*Achiridae*, *Soleidae*, *Cynoglossidae*), chez lesquels le chiasma est également dimorphique. Chez les *Soleidae*, les spécimens inversés, encore qu'extrêmement rares, ne sont cependant pas introuvables ; j'en ai, pour ma part, observé 4 ou 5, sur les quelques centaines de *Solea solea* L. qui me sont passés par les mains.

Les mâchoires nadirales des *Achiridae* et des *Soleidae* sont connus pour présenter une forme toute différente de celle qui caractérise leurs homologues zénithales ; beaucoup plus puissantes que celles-ci et protractiles latéralement, ces mâchoires nadirales sont seules dentées ; seules enfin, elles assument le rôle d'organes de la manducation. Or l'occasion m'a été donnée d'examiner un petit nombre de *Solea solea* et de *Pegusa lascaris* Risso, qui ont ceci de remarquable que leurs deux mâchoires zénithales sont du type nadiral et en tous points semblables à leurs propres mâchoires nadirales. Cette particularité s'accompagne de quelques autres anomalies de la région céphalique, telles que la présence, du côté des yeux, de cils épidermiques, organes tactiles, spéciaux à la face aveugle de ces animaux.

Ces sortes d'anomalies me semblent devoir être interprétées comme des cas d'inversion partielle, c'est-à-dire comme un désaccord local entre le sens de la version somatique et celui de la migration oculaire. L'ambicoloration individuelle, d'exemple si fréquent et mainte fois décrit, l'albinisme zénithal, plus rare, mais également connu, albinisme total ou limité, sont autant d'accidents non sans rapport avec l'inversion partielle.

L'inversion partielle n'est pas toujours individuelle ; certains caractères spécifiques s'y rattachent sans aucun doute. D'ordinaire, en effet, lorsque les deux nageoires pectorales ne sont pas de forme identique, la zénithale atteint une dimension plus considérable que la nadirale, laquelle peut même faire totalement défaut (*Samaris*, parmi les *Pleuronectidae* ; *Monochirus*, parmi les *Soleidae*). Or il n'en est pas toujours ainsi, dans la famille des *Soleidae*.

Les deux pectorales de *Pegusa lascaris* Risso sont ordinairement semblables ; rarement la nadirale se montre plus réduite que la zénithale. Chez une espèce voisine, *Synapturichthys kleini* BONAPARTE, lorsque ces deux nageoires ne sont pas de même dimension, c'est la nadirale qui est la plus grande et il en est fréquemment de même dans le genre *Zebrias*. Finalement, le renversement du rapport habituel de la dimension devient constant pour les pectorales de

toutes les espèces du genre *Synaptura* (meo sensu 1930) et notamment chez *Synaptura lusitanica* CAPELLO ; dans ce genre, c'est la pectorale zénithale qui est toujours la plus courte.

Dernière remarque. Déterminée ou non, la version somatique, qu'elle soit dextre ou sénestre, n'affecte pas la morphologie tout entière : l'artère cœliaco-mésentérique demeure constamment dextre, par rapport à l'aorte dorsale ; le foie se place toujours à gauche de l'intestin.

Le tableau suivant résume la systématique générale des Téléostéens dyssymétriques et montre comment se répartissent, dans les principaux groupes, la nature de la version somatique (déterminée ou non), le sens de cette version et enfin les deux types (type dimorphique et type monomorphique) du chiasma opticum.

Les conclusions à tirer de cet ensemble d'observations seront les suivantes :

1<sup>o</sup> Le dimorphisme du chiasma opticum suppose nécessairement une symétrie prélarvaire ; c'est le cas de *Psettodoidea* et celui des *Pleuronectoidea soleiformes*.

2<sup>o</sup> Le monomorphisme du chiasma opticum suppose nécessairement une dyssymétrie prélarvaire ; c'est le propre des *Pleuronectoidea pleuronectiformes*.

3<sup>o</sup> La migration oculaire est un phénomène indépendant du dimorphisme ou du monomorphisme chiasmatiques. L'orientation de la migration oculaire, la position réciproque des nerfs optiques, au niveau du chiasma et enfin le type de celui-ci ne peuvent être régis que par des gènes différents.

4<sup>o</sup> Evidemment déterminée par le sens de la migration oculaire, la version somatique manifeste cependant une certaine indépendance à l'égard de ce phénomène ; les exemples d'inversion partielle en sont la preuve. L'indépendance relative de ces deux phénomènes les suppose sous la dépendance de gènes particuliers.

5<sup>o</sup> Même conclusion en ce qui concerne les phénomènes dyssymétriques, d'une part, et, d'autre part, la localisation des annexes intestinales, ainsi que la dextralité constante de l'artère cœliaco-mésentérique.

6<sup>o</sup> L'association, dans un même type morphologique, de deux phénomènes opposés l'un à l'autre, le monomorphisme (stabilité) du chiasma opticum et l'indétermination (instabilité) de la migration oculaire, rend indéfendable l'interprétation lamarckienne du déterminisme de la dyssymétrie. L'habitude du decubitus latéral est un tropisme déterminé par des facteurs intrinsèques et l'effet mécanique résultant de cette habitude ne saurait intervenir qu'en qualité d'amplificateur de phénomènes déjà déterminés dans l'alevin symétrique, voire dans l'embryon.

ORDRES	SOUS-ORDRES	FAMILLES	VERSION SOMATIQUE		Type du chiasma opticum	Position de l'œil migrateur, par rapport à l'œil fixe	
			nature	sens			
<b>PSETTIDOIDEA</b>	<b>Pleuronectiformes</b>	<i>Psetto idæ</i>	indéterminée	dextre et sénestre	dimorphique	antérieur	
		<i>Scophthalmidæ</i>	déterminée <sup>2</sup>	sénestre	monomorphique	postérieur	
<i>Pleuronectidæ</i> <sup>1</sup>		déterminée <sup>2</sup>	dextre	monomorphique	postérieur		
<b>PLEURONECTOIDEA</b>		<b>Soleiformes</b>	<i>Achiridæ</i>	déterminée	dextre	dimorphique	antérieur
			<i>Soleidæ</i>	déterminée <sup>3</sup>	dextre	dimorphique	antérieur
			<i>Cynoglossidæ</i>	déterminée	sénestre	dimorphique	antérieur

1. Les *Scophthalmidæ* et les *Pleuronectidæ* constituent, en réalité, 2 superfamilles, les *Scophthalmides* et les *Pleuronectides*, qui ne sont définissables, l'une à l'égard de l'autre, que par le sens de leur version somatique, ainsi que par la présence, chez les premiers, et par l'absence, chez les seconds, d'un globule d'huile dans le deutoplasme ovulaire. Les *Pleuronectides* comprennent plusieurs familles, elles-mêmes divisibles en sous-familles.

2. La version somatique de certaines espèces est indéterminée ou imparfaitement déterminée.

3. L'inversion totale ou partielle est extrêmement rare ; elle se rencontre cependant, notamment chez *Solea solea* L.

BIBLIOGRAPHIE

- CHABANAUD (P.). Le neurocrâne osseux des Téléostéens dyssymétriques après la métamorphose. *Ann. Inst. Océan.*, 16, 1936, pp. 223-297.
- NORMAN (J. R.). A systematic Monograph of the Flatfishes, vol. 1, London, 1934.
- PARKER (G. H.). The optic chiasma on Teleosts and its bearing on the asymmetry of the Heterosomata. *Bull. Mus. Comp. Zool.*, 40, 1903, pp. 221-242, 1 tab.
- REGAN (C. T.). The origin and evolution of the Teleostean Fishes of the order Heterosomata. *Ann. Mag. Nat. Hist.*, (8), 6, 1910, pp. 484-496.
- WU (H. W.). Contribution à l'étude morphologique, biologique et systématique des Poissons hétérosomes de la Chine. Thèses de Paris, A 244, n° 268, 1932, 8°, 179 p.

*Laboratoire des Pêches et Productions coloniales d'origine animale.*